



Det ekstraflorale Nektarium hos  
*Capparis cynophallophora*.

Et Bidrag til Kundskaben om Stængelens Metamorfose.

Af

**V. A. Poulsen.**

(Meddelt i Mødet den 28de Marts 1879.)

(Hertil Tab. II.)

Det er fra de systematiske og deskriptive Værker bekendt, at der hos en Afdeling af Slægten *Capparis*, nemlig hos Underslægten *Cynophalla*, forekommer Kirtler i Stængelbladernes Aksler. Disse Kirtler secernere en sød, sukkerholdig Saft, og vi have altsaa her med ekstraflorale Nektarier at gøre. Deres anatomiske Bygning kendes imidlertid ikke, lige saa lidt som deres Udviklingshistorie, og det vil derfor forhaabenlig ikke være uden Interesse i det følgende at beskæftige sig med disse Organer, saa meget mere, som de frembyde adskillige Forhold, der uden Tvivl gøre dem til nogle af de mærkeligste ekstraflorale Nektariedannelser, som hidtil ere beskrevne.

Af det lidet, Litteraturen byder os om disse Organer, skal jeg kun fremhæve, hvad Eichler<sup>1)</sup> beretter desangaaende. „Glandulae illae, . . . ., nil nisi flores abortivos referunt, quales in hoc subgenere (*Cynophalla*) locis supra indicatis regularitate quadam apparent. Forma gaudent urceoli vel Pezizae minoris, globuli nempe apice excavati vel fissura transversa instructi, quam in quibusdam sub imbre claudi, coelo sereno late patere, retulit ill. Martius.“

<sup>1)</sup> Sé Martius's „Flora brasiliensis“, Vol. VIII, Pars I, Pag. 281 samt Tab. 63.



Dette er den mest udførlige Omtale af disse Organer, som jeg har truffet; de ere kendte af en Mængde deskriptive Forfattere, saaledes f. Ex. allerede af den gamle Jacquin<sup>1)</sup>, men af de Botanikere, som i den senere Tid efter Videnskabens nyere Metoder have undersøgt nektarsecernerende Organer, er der ikke skænket dem nogen Opmærksomhed. Jeg har derfor fundet Anledning til at underkaste dem en nøjere Undersøgelse, om hvilken jeg imidlertid straks maa bemærke, at den kun har været rettet paa de histologiske og organogenetiske Momenter; de kemiske og fysiologiske maa jeg overlade til Andre.

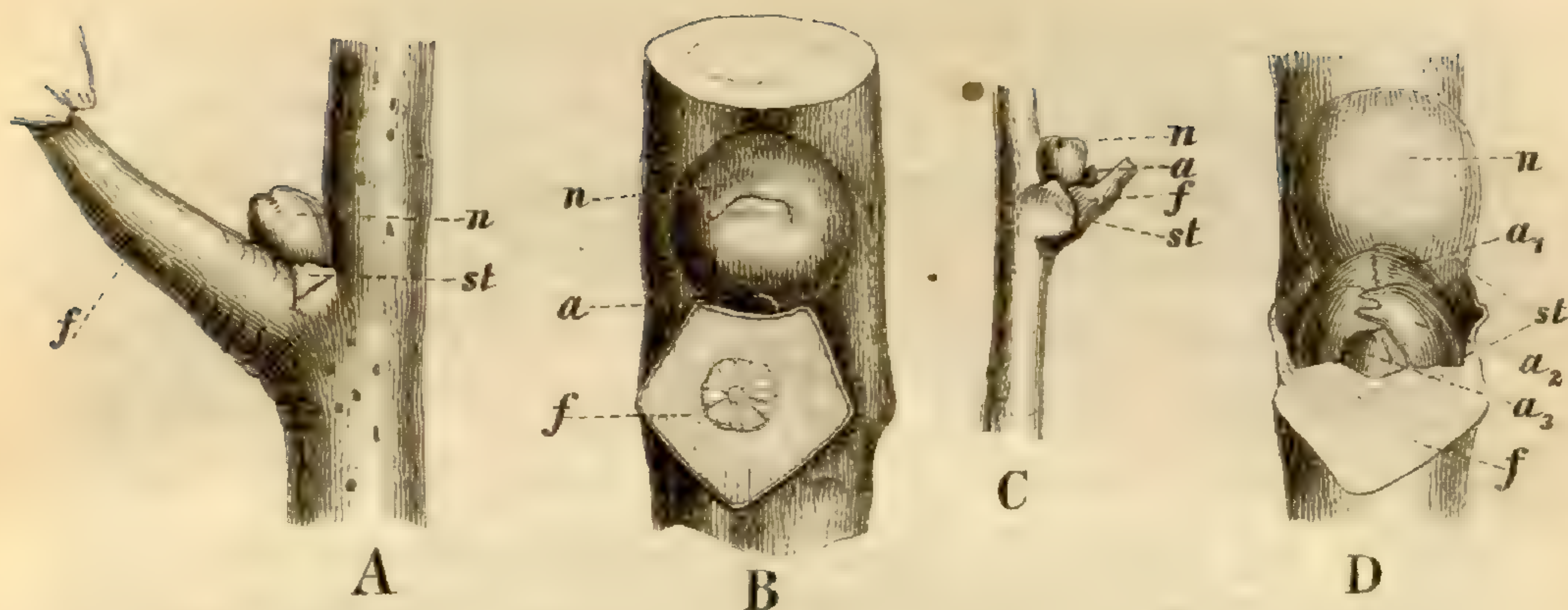
Materialet til Bearbejdelsen skylder jeg for en væsenlig Del Hr. Kaptain, Baron Eggers, som fra det danske Vestindien, hvis Flora han med et saa smukt Resultat har studeret, velvilligst har sendt mig vedkommende, i Spiritus opbevarede Planter, indsamlede paa St. Thomas, til Afbenyttelse. Den botaniske Have her i København har ogsaa leveret noget af Materialet. Jeg benytter Lejligheden til at aflægge det botaniske Laboratorium, hvor disse Undersøgelser ere blevne udførte, og dets Leder, Hr. Dr. Warming, min Tak for den Forekommenhed, hvormed Plads og Instrumenter ere blevne mig indrømmede.

*Capparis (Cynophalla) cynophallophora* er en Busk med temmelig forskellig formede, spredte, fjerribbede, kortstilkede Blade, ordnede efter en Divergensvinkel paa  $180^\circ$ , altsaa toradede; de ere forsynede med smaa Akselblade og have ofte en vis Lighed med smalle Pileblade. I Akslen af hvert Blad (paa den vegetative Del af Planten) sér man meget tydelig en lille, gul, sfærisk Kirtel (Xyl. Fig. A, B, C, D; n), som efter Eggers's Angivelser<sup>2)</sup> kun i Perioden førend Plantens Blomstring udskiller sin vandklare Sukkersaft. At dette Nektarium derfor, som Delpino har søgt at vise for andre Planters Vedkommende, skulde tjene til at afholde visse Insekter fra Blomsterne, synes mig mindre rimeligt; hvad deres

<sup>1)</sup> *Stirpes americanæ.*

<sup>2)</sup> Vidsk. Medd. 1876, Pag. 99.





- A*: Axilla folii *Capparidis cynophallophoræ* cum nectario.  
*B*: Idem; a fronte visum. Folium resectum est. Nectarium globuliforme a vertice visum, ut appareat folium parvum squamiforme externum.  
*C*: Præparatum illi in fig. *A* delineato simillimum; gemma accessoria hic perspicua est.  
*D*: Idem: a fronte visum. Folium resectum ut in *B*; gemmae accessoriae tres apparent.

In omnibus figuris significat

*f*: folium.

*st*: stipulas ejus.

*a*: gemmam accessoriam.

*n*: nectarium.

Form angaar, har jeg aldrig fundet dem „Peziza-formede“, som Eichler angiver ovenfor, og hvis en „urceolat“ Kirtel skal tænkes hul, kan dette Udtryk heller ikke anvendes paa disse, der nemlig ere ganske solide Vævlegemer. Nedenfor Kirtlen sidder der to eller (hyppigst) tre Knopper (Xyl. *a*), som kunne vokse ud til lange Løvgrene, i hvis Bladaksler de smaa Kirtler atter genfindes.

Vi kunne her straks stille os to Spørgsmaal til Besvarelse, nemlig: hvad er Kirtlen? og i hvad Forhold staar den til de nedenfor den stillede Knopper? For at klare disse, ville vi gennemgaa Udviklingshistorien.

Et mediant Længdesnit gennem Endeknoppen (Tab. II, Fig. I og II) viser os Akselprodukternes Udvikling. Stængelspidsen er lav og hvælvet; Dermatogenet, nogle faa Periblemlag og det indre Pleromvæv ere tydelig udtalte. Ved Akselknoppernes Anlæg ses tydelig de hos Warming i hans „Forgreningsforhold“, Pag. 44,



Fig. I, med *m* og *plg* betegnede Celler, som danne et ved Form og Væggens Stilling karakteristisk Parti af Stængelspidsens Meristem. Akselknopperne anlægges efter de til dem hørende Blade som smaa, hvælvede Fremragninger, der snart antage Form af en temmelig høj Kuppel med bratte Sider, inden der viser sig Bladanlæg paa dem. Det første Spor til disse giver sig (sét i Mediansnit) tilkende udvendig derved, at Kuppelens øverste Hvælving afflades noget, i det der i de dybere Periblemlag optræder tangentiale („perikline“ Sachs) Vægge paa to hinanden modsatte Sider af Kuppelen, nemlig paa den udad- og indadvendte, derimod ikke lateralt; Grunden til Affladningen er den, at der anlægges to i Medianen stillede Blade (*fn* paa Fig. VIII), forud for hvilke der ikke har dannet sig de for de tokimbladede sædvanlige, transversale Knopkimblade; vi have altsaa her det interessante Faktum for os, at Hovedknoppen i Bladakslen har sine to første Blade liggende i Medianen. De opstaa, saa vidt jeg kan sé, næsten samtidig; under den senere Vækst lægge de sig ind over Spidsen af deres Moderakse og komme omsider til at dække hinanden (cfr. Figg. III *a*, V *a*, VI *a*, VII *a*), i de allerfleste Tilfælde saaledes, at det udadvendte Blad ligger øverst; dog kan jeg fremvise Præparat af ét Tilfælde, hvor det omvendte Forhold havde gjort sig gældende. Disse to Blade, de eneste, som denne sekundære Akse frembringer, sidde med meget bred Basis fast paa denne, danne ingen Akselblade, have ingen Akselknopper og komme i endelig Udvikling ikke videre end til Nedrebladets lave Standpunkt. Den Stængeldel, hvorpaa de staa, vokser imidlertid til, bliver mere og mere sfærisk, men stanser omsider sin Vækst, idet dens under Bladene liggende Del svulmer stærkt op —, vi have med andre Ord i dette Organ det vordende Nektarium for os. Vækstspidsen, der i Begyndelsen var stærkere hvælvet, bliver noget fladere; som alt ovenfor bemærket danner den ingen ny Bladanlæg, og da dens Virksomhed saaledes dermed ophører, udviskes ogsaa dens oprindelige indre Bygning efterhaanden. Førend Bladene vare anlagte, var dens Plerom vel ikke meget tydeligt og regelmæssigt, men dog iagttageligt, efter



og med deres Fremkomst var dette Væv det første, som blev utydeligt; dernæst udvaskede de nu optrædende Celledelinger snart Grænserne imellem de fra Begyndelsen af ret tydelige Periblemlag, hvoraf navnlig det yderste er skarpt fremtrædende (Fig. IX *b*), indtil vi omsider i den næsten plane Stængelspids ikke ere i Stand til at paavise deres regelmæssige, bueformede Cellerækker (Fig. III *b*, V *c*). Nu opstaar der imidlertid, alt som Udviklingen skrider frem, mere eller mindre (ofte endog særdeles) tydelige perikline Vægge i Vævet umiddelbart under Aksespidsens unge Epidermis i første Periblemlag, hvorved Cellerne her paa Længdesnit ofte ses stillede i lodrette Stabler (Fig. III *b* ved *r*), som nedadtil gaa over i det uordnede Væv, en Ordning, som hyppig holder sig til det helt udviklede Stadium. Alt Vævet under Epidermis i det Parti af Aksen, som ligger over de to Blade, bevarer bestandig et ungdommeligt, blødt Præg og slutter sig i Egenskab som i Naboskab umiddelbart til det centrale Marvvæv i den korte, tykke Stængels underneden Bladene værende Del. Cellerne ere korte, tyndvæggede, polyedriske Parenkymceller uden Cellemellemrum, hvis Protoplasma-kroppe ved vandtrækkende Reagensers Indvirkning let trække sig tilbage fra Membranerne (Fig. V *b* og V *c*). Stængelspidsens oprindelige Dermatogen bliver efter Bladenes Optræden til en Epidermis eller et Epithel, hvis Ydervægge ikke særlig fortykkes, og hvoraf enkelte Celler blive Moderceller for Spaltaabninger, dannede af et Par klorofylfri Læbeceller uden særlig udprægede Biceller (Fig. III *b* og III *c*). Spalten er vid, Aandehule mangler underneden den; vi have her aabenbart med secernerende Stomata at gøre, som vi jo ogsaa kende fra andre Nektariedannelser, og tillige staa vi overfor et ret mærkeligt, saa vidt jeg véd ikke forhen iagttaget Fænomen, nemlig det, at der har dannet sig Spaltaabninger paa en Væxtspids; Spaltaabningerne ere nemlig temmelig ligelig fordelte over hele den secernerende Overflade, endog lige i dennes Centrum. (I Fig. V *c* antyder *x* Aksespidsens øverste Punkt).

De tvende i Medianen anlagte, meget tæt over Vækstspidsen sammenlukkede, tykke og skælagtige Blade tabe hurtig deres ung-



dommelige Egenskaber. Epidermis, som kan danne Spaltaabninger, bliver temmelig tykvægget, Mesofyllet, der lige saa vel som Nektariets ydre Barkvæv indeholder Klorofyl, ligesaa; enkelte af dettes Celler fortykkes endog meget stærkt og danne hele Grupper eller Klumper af smukt lagdelte, porede Stenceller i Nærheden af Karstrængsystemet. Et saadant udvikles nemlig og gaar fra Bladene ned i den tykke Aksedel, hvor det paa Tværnsnit viser sig som én enkelt Kreds af (saa vidt jeg kan sé paa udvoksne Organer) lukkede Karstrænge, hvori kun meget faa Kambiumceller endnu have beholdt deres oprindelige Karakter. Foruden Blødbast bestaar Karstrængen i sit Xylemparti af net- og skrueformig fortykkede Tracheider og er paa Phloëmsiden ledsaget af meget stærkt fortykkede, stencelleagtige Elementer, ligesom de Cellemasser, vi nys omtalte at have fundet i Bladet, men mere langstrakte, medens hine vare isodiametriske. Cellerne i den egenlige Karstræng have, betragtede selv i stærke Forstørrelser, kun saare ringe Diameter, og det ledsagende, fortykkede Vævs noget gullige Cellevægge ere smukt lagdelte med fine Porer gennem Lagene.

I det udvoksne Nektarium, som ved en meget kort, smal Stilk sidder fast paa Moderaksen (Fig. III *a*), spiller det klorofylfri Marvæv (Fig. III *a*, *m*) en væsenlig Rolle. Det er uden Tvivl Arnestedet for Sukkerdannelsen; de fine, tyndvæggede Celler uden Inter-cellularrum ere omtrent isodiametriske, undtagen i hele Omkredsen, hvor de (paa Længdesnit) vise sig noget langstrakte. Marvvævet danner som Helhed en klar, protoplasmarig, kuglerund Cellemasse, der navnlig træder meget skarpt og anskuelig frem ved Behandling af mediane Længdesnit med alkoholisk Kaliopløsning, ligesom dens Celler allerede i det unge Nektarium (uden Præparation) have udmærket sig ved Indholdets særegne Lysbrydning. Foroven gaar Marven saa jævnt over i det af den omdannede Stængelspids opstaaede Væv, hvis Funktion er en aldeles lignende, at en Grænse umulig kan sættes, i hvert Fald ikke en histologisk. Foruden danne de paa tværs af hele Nektariets Længdeakse strakte Celler (i hvilke der ofte kan dannes lodrette Vægge) en Slags Afgrænsning



imod Nektariestilkens hovedsagelig i Retning af dennes Akse forlængede Marvelementer, men ogsaa her er Overgangen ganske jævn (Fig. V b). Ved tidlig Optræden af sekundære Vægge i visse af Marvcellerne dannes der bugtede Strænge af lange, meget smalle, prokambiale Celler, der slutte sig til det uden om Marvvævet værende Karstrængssystem som Grene fra dette.

Vi besvare nu det første af de ovenfor (Pag. 37) opstillede Spørgsmaal saaledes: Nektariet i Bladhjørnet er en omdannet Grén med kun to, mediane Blade. I de i Indledningen citerede Ord af Eichler er sagt, at det skulde være „nil nisi flores abortivi“. Dette vilde ikke være enestaaende; hos *Sesamum* forekommer et sligt Tilfælde<sup>1)</sup>, men her hos *Capparis* maa det dog snarest kaldes en metamorfoseret Løvgren, da disse Kirtler optræde, længe førend der kan være Tale om en Blomsterdannelse; hvorledes Forholdene ere i den florale Region, har jeg ikke kunnet iagttage, og Misdannelser af Nektarierne ere endnu ikke komne mig i Hænde; især ville de sidstnævnte være ønskelige, men det rigtigste er aabenbart foreløbig kun at kalde Kirtlen et omdannet Skud.

Underneden denne saa mærkelig omdannede Hovedknop findes der, som ovenfor anført, en Række accessoriske, uniseriate Knopper. Med Hensyn til det andet ovenfor stillede Spørgsmaal kan herom bemærkes følgende. Idet man paa mediane Længdesnit følger Nektariernes Udvikling, faar man ogsaa disses Dannelse at sé, og det viser sig da, at den første af dem allerede samtidig med de to Nektarieblades Anlæg fremkommer som en lav Forhøjning staaende paa Hovedknoppens Grund (Figg. I 9 5 b, II, VI a, o. a.); dens akroskope Side er stejlere end den basiskope, paa hvis nederste Skraaning den næste accessoriske Knop dannes, der atter forholder sig paa samme Maade lige overfor den tredje. Den øverste af dem udvikles mest; det er den, som vokser ud til den ny Løvgren, idet den overtager den Rolle, som Hovedknoppen egentlig burde

<sup>1)</sup> Sé f. Eks. Baillon: „Adansonia“, II, 2. Cfr. Poulsen: Nat. Foren. vidsk. Medd., 1875, pag. 281.



have haft; dog skér dette kun ved enkelte af Bladene; hele Forgreningen i denne Plantes vegetative Sfære skyldes derfor disse øverste, accessoriske Knopper. De andre har jeg aldrig sét udviklede til mere end ganske smaa Knopper, der blive siddende skjulte i Bladakselen. De accessoriske Knoppers Karstrængssystem slutter sig til Hovedstammens umiddelbart nedenfor Nektariets (Fig. III *a*). De to første Blade paa dem staa transversalt, som Fig. 4 paa tilhørende Tavle viser; Figuren forestiller den øverste accessoriske Knop i ung Tilstand sét udenfra. De enkelte Knoppers Forhold til hverandre synes mig, hvad deres Oprindelse angaar, for øvrigt nærmest at kunne sammenlignes med det, vi træffe hos *Aristolochia Siphon*<sup>1)</sup>. Dog er Bladstillingen her éns hos alle de i én Bladaksele siddende, seriate Knopper<sup>2)</sup>.

For Morfologien i Almindelighed har den nys gennemgaaede Undersøgelse af det ekstraflorale Nektarie hos *Capparis cynophallophora* bragt det Resultat, at vi her have det tredje bekendte Eksempel paa en udenfor Blomsten værende, nektarsecernerende Akse; det første er *Sesamum* (ovenfor citeret); det andet er de nodiforme Akser hos *Dolichos*, *Phaseolus*<sup>3)</sup> o. a. Med Hensyn til Kundskaben om Stængelens Metamorfose er vort *Capparis*-Nektarie ganske særdeles interessant, ligesom ogsaa Stillingsforholdet af dets tvende Blade fortjener at bemærkes<sup>4)</sup>. For yderligere Tydeligheds Skyld være det tilladt til Slutning at anføre nogle Maal, der oplyse Dimensionerne af de her omhandlede Organer; Tallene referere sig til ét bestemt Præparat, men kunne gælde som Middelværdier.

Paa et mediant Længdesnit maalte Nektarieaksen fra Stilkens Insertionslinje paa Moderaksen indtil Toppunktet af Vækstspidsen

1) Cfr. Warming: „Forgreningsforhold hos Fanerogamerne“. Vidensk. Selsk. Skr., naturv. og math. Afd., 10de Bd., I, Pag. 131, og Tab. XI, Fig. 14—16.

2) Cfr. Eichler: Blüthendiagramme, II, Pag. 532, Fig. 229,

3) Cfr. V. Poulsen: Vidensk. Medd. 1876, Pag. 433.

4) At Hovedgrenens to første Blade ligge i Medianen, er et for Dikotyledonerne meget sjældent Tilfælde. Det forekommer bl. a. hos *Vitis*, (*Ampelopsis*) og *Asarum*.



624  $\mu$ ; største Diameter under Nektariebladene (lodret paa Organets Længdeakse) 680  $\mu$ ; Stilkens Diameter paa Insertionsstedet 336  $\mu$ ; Diametren af Vækstspidsens Grundflade 232  $\mu$ ; Nektariebladets største Tykkelse 288  $\mu$ .

København i Marts 1879.

### Explicatio tabulæ II.

Ekstraflorale Nectarium hos *Capparis cynophallophora*.

(Figuræ omnes ad naturam camera clara (Oberhäuser) delineatæ sunt. I, II, III a, IV, Va, VI a, VII a, IX a Hartnack Obj. 2, VIII Hartn. Obj. 4, ceteræ Hartn. Obj. 7.)

Fig. I. Længdesnit af Stængel- spidsen: øverste Flade af Snittet er Medianplanet, underste ligger derimod saa dybt, at man sér de unge Blade (*f*) og deres Aksel- blade (*st*) perspektivisk. *g* be- tegner Knopperne. *g<sub>4a</sub>* fjerde Blads Nectarium; *g<sub>5a</sub>* femte Blads Nek- tarium; *g<sub>5b</sub>* øverste hertil hør- ende, accessoriske Knop.

Fig. II. Mediant Længdesnit af en anden Stængel- spids. Bogstaverne som hos forrige.

Fig. III. *a*) Mediant Længdesnit gennem et Blads samtlige Aksel- produkter i udvoksen Tilstand. Øverst Nektariegrenen (*g*), derun- der de accessoriske Knopper (*ga*). Paa *g* ses de to sammensluttende Blade. *sc* Stenceller, *m* Marv- væv.

*b*) Lodret Snit gennem Nektargren- ens flade Akse- spids. *e* Epider- mis, hvori *sp<sub>1</sub>* forestiller Tvær- snit af to Læbeceller, *sp<sub>2</sub>* en Spaltaabnings Længdesnit. Ved *r* ses tydelig en stabelformig An- ordning af Cellerne.

*c*) Epidermis med secernerende Sto- mata fra Nektargrenens Stængel- spids. Sé ovenfra. Tre Stomata (*st*) ere synlige i Figuren. Ved *x* befinder Issepunktet sig.

Fig. I. Sectio longitudinalis gemmæ terminalis; planum superius sec- tionis medianum est, inferius ita sectum est, ut appareant folia ju- venilia (*f*) cum stipulis (*st*). *g* sig- nificantur gemmæ, *g<sub>4a</sub>* nectarium folii quarti, *g<sub>5a</sub>* nect. fol. quinti, *g<sub>5b</sub>* gemma hujusce folii acces- soria.

Fig. II. Sect. longit. median. apicis caulis alterius. Litteræ eadem quæ supra significant.

Fig. III. *a*) Sect. longit. med. per omnia quæ in axilla folii sunt ducta: statu adulto. Supra nec- tarium (*g*), infra gemmæ acces- soriæ (*ga*) apparent. In *g* folia duo imbricata apparent. *sc* cellulæ sclerenchymaticæ; *m* medulla.

*b*) Sect. verticalis per apicem nec- tarii planum ducta; *e* epidermis; *sp<sub>1</sub>* sectio transversa stomatis; *sp<sub>2</sub>* sect. longit. stomatis. Ad *r* cellulæ serie ordinatæ sunt.

*c*) Epidermis apicis nectarii stoma- tibus instructa superne visa. Tria stomata apparent. *x* verticem notat.



Fig. IV. Øverste accessoriske Knop; transversalt Længdesnit, sét fra Støttebladet, altsaa udenfra.

Fig. V. *a*) Orienteringsfigur, fremstillende Konturen af et mediant Længdesnit gennem et udvokset Nektarium. De ved Mærkerne *m* og *n* indfattede Vævpartier ere stærkere forstørrede i

*b*) som forestiller Grænsen mellem Marvvævet og Karstrængen, og i *c*) der viser os det histologiske Billede af Stængelspidsen.

Fig. VI. *a*) Orienteringsfigur; mediant Længdesnit af et ungt Nektarium med en derunder værende accessorisk Knop (*ga*).

*b*) Det ved *x* i forrige Figur indfattede Parti af Stængelspidsen.

Fig. VII. *a*) Orienteringsfigur. Lignende Præparat som Fig. VI *a*. Noget ældre Stadium. *fn* de to Nektarblade.

*b*) Som Fig. VI *b*.

I begge Figurer VI *b* og VII *b* er *e* Epidermis (Dermatogen), *v* saftigt, rimeligvis nectartilberedende Væv.

Fig. VIII. Konturen af en meget ung Nektariegren; mediant Længdesnit. *fn* de unge Anlæg til Nektarbladene. Den derimellem værende, lave Forhøjning er Stængelspidsen. (Hartn. Obj. 4).

Fig. IX. *a*) Orienteringsfigur. Mediant Længdesnit gennem et meget ungt Nektarium og dets accessoriske Knop. Noget ældre Stadium end Fig. VIII. *fn* Nektariebladene.

*b*) Stængelspidsen af forrige; histologisk Billede. 2 Periblemlag ere tydelige.

Anm. De ved nogle Figurer anbragte Pile pege ind imod Moderaksen.

Fig. IV. Gemmæ accessorix summæ sectio tangentialis externe visa.

Fig. V. *a*) Adumbratio sectionis longit. median. per nectarium adultum ductæ. Partes in figura *m* et *n* notatæ magis auctæ videntur in figura

*b*) repræsentanti limitem medullæ fasciculi que fibrovascularis, et in *c*) imaginem histologicam apicis caulis præbenti.

Fig. VI. *a*) Adumbratio sect. longit. med. nectarii juvenilis et gemmæ accessorix sub hoc sitæ (*ga*).

*b*) Pars apicis caulis per *x* in priore figura notata.

Fig. VII. *a*) Adumbratio simillimi præparati atque in fig. VI *a*. Statu paullo adultiore; *fn* folia nectarii duo significat.

*b*) Idem quod in fig. VI *b*.

In utraque figura *e* epidermidem (dermatogenum) *v* telam succosam, sine dubio nectar præparantem significat.

Fig. VIII. Adumbratio nectarii nuper nati. Sectio longit. median. *fn* folia nuper nata notat. Papilla humilis interjacens apex caulis est.

Fig. IX. *a*) Adumbratio sect. longit. medianæ per nectarium nuperime natum et gemmam ejus accessoriam ductæ. Statu aliquanto adultiore quam in fig. VIII. *fn* folia nectararia significat.

*b*) Apex caulis in figura superiore delineatus; figura histologica. Strata periblematica duo perspicua sunt.

Not. Sagittæ figuris nonnullis appositæ adversus axin directæ sunt.